

油用向日葵种子发育过程中油酸形成的转录组学分析

李 洋, 杨翔宇, 任孝慈, 李晓伟, 郭荣秋, 何中国, 王佰众, 张连喜*

(吉林省农业科学院花生研究所, 吉林 公主岭 136100)

摘 要:为探索油用向日葵油酸品质形成的调控规律,以高油酸材料NY7和低油酸材料N96为研究对象,分别对开花后7、14、21、25、28、31、35、42 d种子取样,测定不同生育期种子百粒重及油酸含量变化,并采用RNA-Seq技术对开花后21、25、31 d的种子进行转录组测序。结果表明,高、低油酸向日葵种子在开花后21 d均基本完成了干物质的积累;低油酸种子开花后14 d油酸开始降解,油酸含量逐渐降低;转录组测序分别获得8 955、7 664、9 287个差异表达基因;对差异基因进行KEGG富集分析,分别富集在33、16、32条代谢通路,其中与油酸形成相关的通路为脂肪酸降解代谢通路,在这条通路中筛选到了8个与油酸形成相关的候选基因。

关键词:向日葵;RNA-Seq;油酸;种子

中图分类号:S565.5

文献标识码:A

文章编号:2096-5877(2023)04-0022-06

Transcriptome Analysis of Oleic Acid Formation during Seed Development of Oil Sunflower

LI Yang, YANG Xiangyu, REN Xiaoci, LI Xiaowei, GUO Rongqiu, HE Zhongguo, WANG Baizhong, ZHANG Lianxi*

(Institute of Peanut Research, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Gongzhuling 136100, China)

Abstract:To explore the regulation of oleic acid quality formation of oil sunflower, the high oleic acid material NY7 and the low oleic acid material N96 were used as the research materials. The seeds were sampled at 7, 14, 21, 25, 28, 31, 35 and 42 days after flowering, respectively. The 100-seed weight and oleic acid content of seeds at different growth stages were measured. Additionally, RNA-Seq technology was employed to conduct the transcriptome sequence of the seeds at 21, 25, and 31 days after flowering. The results showed that both high and low oleic acid sunflower seeds basically completed dry matter accumulation 21 days after flowering. In low oleic acid seeds, the degradation of oleic acid commenced after 14 days of flowering, leading to a gradual decrease in its content. Transcriptome sequencing obtained 8 955, 7 664, and 9 287 differentially expressed genes, respectively. KEGG enrichment analysis was conducted on differential genes, which were enriched in 33, 16 and 32 metabolic pathways, among which the pathway related to oleic acid formation was fatty acid degradation metabolic pathway. Within this pathway, 8 candidate genes potentially involved in oleic acid formation were identified.

Key words:Sunflower; RNA-Seq; Oleic acid; Seed

向日葵是我国五大油料作物之一,主要集中在东北、华北及西北地区种植。葵花油含有大量的油酸、亚油酸等人体必需的不饱和脂肪酸^[1]。油酸属于单不饱和脂肪酸,能够降低血液黏稠

度,预防心脑血管疾病发生,更重要的是耐氧化和酸败性强,是平衡营养健康及氧化稳定性矛盾的首选脂肪酸。

高通量测序(RNA-Seq)技术已广泛应用在农业领域,在植物发育、抗逆、生理等方面的研究越来越多,通过对植物体基因在特定时间下的表达差异进行分析,加快功能基因和蛋白的发现^[2-3]。Songnan Yang等^[4]利用RNA-Seq技术对大豆不同发育阶段油酸积累变化进行研究,已发现有三个基因(*GmABI3b*, *GmNFYA*和*GmFAD2-1B*)可以控制大豆种子中的油脂和脂肪酸含量;Vishesh Kumar

收稿日期:2023-05-05

基金项目:吉林省农业科技创新工程项目(CXGC2021ZY107);国家特色油料产业技术体系项目(CARS-14-2-12)

作者简介:李 洋(1990-),男,助理研究员,硕士,主要从事向日葵育种研究工作。

通讯作者:张连喜,男,硕士,研究员,E-mail: lianxizhang2006@163.com

等通过 RNA-Seq 技术对水稻抗稻瘟病品种和易感品种进行研究,结果表明细胞壁前体合成、木质素合成和几丁质酶相关的几个基因在抗稻瘟病水稻品种 Tetep 中占主导地位^[5]。转录组学已在大豆、玉米、水稻等作物上成功应用。目前,在油用向日葵脂肪酸方面,已经发现的控制脂肪酸合成的关键酶主要有乙酰 CoA 羧化酶、脂肪酸脱饱和酶和脂肪酸酶复合体等,研究报道最多的是关于 $\Delta 12$ 脂肪酸脱氢酶。

本研究以油用向日葵高油酸自交系 NY7 和低油酸自交系 N96 为研究对象。采用 RNA-Seq 技术对 2 份自交系材料进行转录组学研究,以期了解向日葵种子发育过程中油酸形成的分子机理,为高油酸向日葵优良品种的培育提供帮助。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选用高油酸自交系材料 NY7(含油率 34.78%,油酸含量 87.7%),低油酸自交系材料 N96(含油率 31.13%,油酸含量 22.3%),2022 年种植于吉林省农业科学院(公主岭)试验田。对于同一日开花的植株挂牌,标明开花日期,在开花后 7、14、21、25、28、31、35、42 d 取样,每次取 6 个花盘的最外 3 圈种子,待样品风干后测定籽粒百粒重、含油率和油酸含量。含油率和油酸含量由农业农村部农产品及加工品质量监督检验测试中心(长春)检测,分别依据 NY/T 4-1982 和 GB 5009.168-2016 的规定进行检测。

1.2 油用向日葵籽粒的转录组测序

选同一高油酸和低油酸植株,开花后 21、25、31 d 进行取样。随机取花盘最外 3 圈种子 2 g,所取样本离体后,放于离心管中立即投入液氮中速冻 3 h,之后冻存于 -80 °C 冰箱中,用于转录组测序。共取 3 次生物学重复。委托北京百迈客生物科技有限公司进行样品的转录组测序,总数据量 5.76 Gb,使用 Illumina NovaSeq 6000 测序平台。

2 结果与分析

2.1 不同发育时期种子百粒重和油酸含量变化

比较开花后不同发育时期油葵种子的百粒重变化,高油酸材料 NY7 在开花后 21 d 百粒重为 1.76 g,与开花后 42 d 的百粒重 1.83 g 相比,籽粒干物质积累量达 96.2%,低油酸材料 N96 在开花后 21 d 百粒重为 4.91 g,与开花后 42 d 的百粒重 4.93 g 相比,籽粒干物质积累量达 99.6%,可以看

出,2 份高、低油酸含量的油葵种子,在开花后 21 d 均基本完成干物质的积累(图 1)。

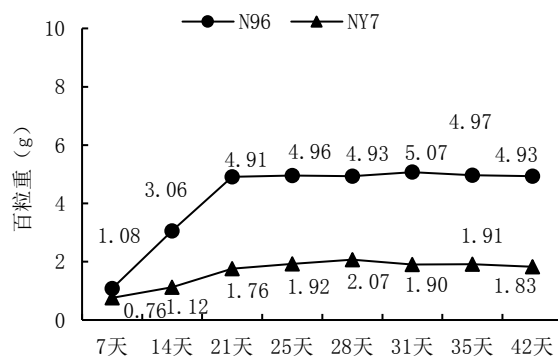


图1 种子不同发育时期的百粒重

比较开花后不同发育时期油葵种子的油酸含量变化,2 份高、低油酸种子的油酸含量在发育过程中的变化趋势不一致。均在开花后 7~14 d 油酸含量迅速升高,高油酸材料 NY7 在开花后 14~21 d 油酸含量仍有小幅度升高,在 21 d 达到 86.2% 后变化不大,而低油酸材料 N96 在开花后 14 d 油酸含量达到最高点 53.1%,之后不断降低,开花后 35 d 油酸含量达到最低点 19.7%(图 2)。

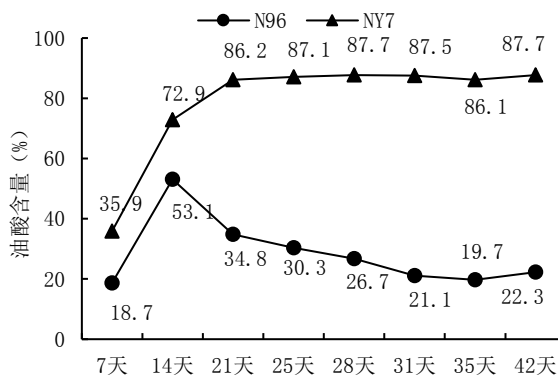


图2 种子不同发育时期的油酸含量

2.2 基因差异表达分析

为了探索控制 NY7 和 N96 油酸含量差异的机理,对不同样本中表达水平存在显著差异的基因进行分析(图 3)。N96-21 vs NY7-21 间显著表达的差异基因共有 8 955 个,其中上调表达基因 5 204 个,下调表达基因 3 751 个;N96-25 vs NY7-25 间显著表达的差异基因共有 7 664 个,其中上调表达基因 3 882 个,下调表达基因 3 782 个;N96-31 vs NY7-31 间显著表达的差异基因共有 9 287 个,其中上调表达基因 5 163 个,下调表达基因 4 124 个。

2.3 差异表达基因 KEGG 富集分析

为了进一步探索不同基因产物的生物学功能,通过对差异表达基因进行通路富集分析来进一步解读基因的功能。测序结果表明,以 $P\text{value} < 0.05$ 为阈

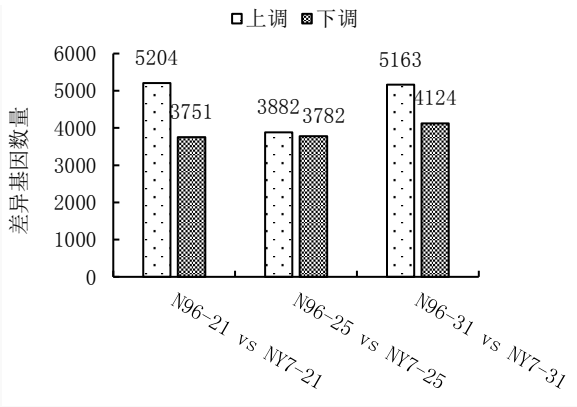


图3 不同发育时期差异表达基因

值,在开花后 21 d,有 2 077 个差异表达基因参与到 132 条通路中,其中有 33 条通路具有显著差异;在开花后 25 d,有 1 706 个差异表达基因参与到 131 条通路中,其中有 16 条通路具有显著差异;在开花后 31 d,有 2 266 个差异表达基因参与到 132 条通路中,其中有 32 条通路具有显著差异。开花

后 21、25、31 d 3 个生育时期,显著富集的前 16 个通路均涉及代谢、遗传信息处理、细胞进程三大通路(表 1~表 3)。

N96-21 vs NY7-21 中在代谢通路下,碳代谢、氨基酸的生物合成、淀粉和蔗糖代谢、糖酵解/糖异生富集差异表达基因数目较多,分别为 109 个、96 个、93 个、64 个,脂肪酸降解富集差异表达基因 26 个;在遗传信息处理通路下,核糖体、真核生物核糖体合成富集差异表达基因数目分别为 96 个、41 个;在细胞进程通路下,过氧化物酶体富集差异表达基因为 38 个(表 1)。

N96-25 vs NY7-25 中在代谢通路下,碳代谢、糖酵解/糖异生、脂肪酸降解富集差异表达基因数目较多,分别为 90 个、51 个、31 个;在遗传信息处理通路下,核糖体富集差异表达基因 73 个;在细胞进程通路下,过氧化物酶体富集差异表达基因为 33 个(表 2)。

N96-31 vs NY7-31 中在代谢通路下,碳代谢、

表 1 N96-21 vs NY7-21 差异表达基因的 KEGG 通路分类

通路	通路ID	基因比率	基因数量	富集因子
1 代谢				
1.1 全局和概览				
碳代谢	ko01200	5.25%	109	1.47
氨基酸的生物合成	ko01230	4.62%	96	1.27
1.2 碳水化合物代谢				
糖酵解/糖异生	ko00010	3.08%	64	1.83
丙酮酸代谢	ko00620	2.07%	43	1.71
淀粉和蔗糖代谢	ko00500	4.48%	93	1.37
1.3 脂质代谢				
脂肪酸降解	ko00071	1.25%	26	1.88
1.4 氨基酸代谢				
色氨酸代谢	ko00380	1.69%	35	1.53
精氨酸生物合成	ko00220	0.77%	16	2.24
缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸降解	ko00280	1.49%	31	1.93
1.5 甘氨酸的生物合成和代谢				
糖胺聚糖降解	ko00531	0.96%	20	2.02
糖鞘脂生物合成	ko00604	0.72%	15	2.02
1.6 萜类化合物和聚酮类化合物的代谢				
柠檬烯和蒾烯降解	ko00903	0.29%	6	3.27
类胡萝卜素生物合成	ko00906	0.82%	17	2.11
2 遗传信息处理				
核糖体	ko03010	4.62%	96	1.51
真核生物核糖体合成	ko03008	1.97%	41	1.55
3 细胞进程				
过氧化物酶体	ko04146	1.83%	38	1.59

表 2 N96-25 vs NY7-25 差异表达基因的 KEGG 通路分类

通路	通路 ID	基因比率	基因数量	富集因子
1 代谢				
1.1 全局和概览				
碳代谢	ko01200	5.28%	90	1.48
2-草酸代谢	ko01210	1.76%	30	1.93
1.2 氨基酸代谢				
精氨酸和脯氨酸代谢	ko00330	1.35%	23	1.82
缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸降解	ko00280	1.64%	28	2.12
精氨酸生物合成	ko00220	1.11%	19	3.25
1.3 辅因子和维生素的代谢				
维生素 B6 代谢	ko00750	0.47%	8	3.83
泛酸盐和辅酶 A 生物合成	ko00770	1.17%	20	2.57
1.4 萜类化合物和聚酮类化合物的代谢				
柠檬烯和蒎烯降解	ko00903	0.35%	6	3.99
1.5 碳水化合物代谢				
糖酵解/糖异生	ko00010	2.99%	51	1.78
1.6 其他氨基酸的代谢				
β-丙氨酸代谢	ko00410	1.35%	23	2.31
1.7 核苷酸代谢				
嘧啶代谢	ko00240	1.47%	25	2.02
1.8 脂质代谢				
类固醇生物合成	ko00100	0.64%	11	2.44
脂肪酸降解	ko00071	1.82%	31	2.73
α-亚麻酸代谢	ko00592	1.35%	23	1.83
2 遗传信息处理				
核糖体	ko03010	4.28%	73	1.40
3 细胞进程				
过氧化物酶体	ko04146	1.93%	33	1.69

表 3 N96-31 vs NY7-31 差异表达基因的 KEGG 通路分类

通路	通路 ID	基因比率	基因数量	富集因子
1 代谢				
1.1 全局和概览				
脂肪酸代谢	ko01212	2.21%	50	1.67
碳代谢	ko01200	5.21%	118	1.46
1.2 碳水化合物代谢				
糖酵解/糖异生	ko00010	2.65%	60	1.57
丁酸代谢	ko00650	0.62%	14	2.47
丙酮酸代谢	ko00620	1.81%	41	1.49
果糖和甘露糖代谢	ko00051	1.28%	29	1.57
1.3 氨基酸代谢				
精氨酸生物合成	ko00220	0.97%	22	2.83
丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸代谢	ko00250	1.02%	23	1.83
苯丙氨酸、酪氨酸和色氨酸的生物合成	ko00400	0.93%	21	1.87
1.4 核苷酸代谢				
嘧啶代谢	ko00240	1.32%	30	1.82
1.5 其他次生代谢产物的生物合成				
吲哚生物碱生物合成	ko00901	0.26%	6	4.15

续表 3

通路	通路 ID	基因比率	基因数量	富集因子
1.6 萜类化合物和聚酮类化合物的代谢				
萜类骨架生物合成	ko00900	1.19%	27	1.75
1.7 甘氨酸的生物合成和代谢				
其他聚糖降解	ko00511	1.19%	27	1.6
1.8 脂质代谢				
脂肪酸降解	ko00071	1.28%	29	1.92
2 遗传信息处理				
核糖体	ko03010	5.38%	122	1.76
3 细胞进程				
过氧化物酶体	ko04146	2.03%	46	1.77

糖酵解/糖异生、脂肪酸代谢、丙酮酸代谢富集差异表达基因数目较多,分别为 118 个、60 个、50 个、41 个;在遗传信息处理通路下,核糖体富集差异表达基因 122 个;在细胞进程通路下,过氧化物酶体富集差异表达基因为 46 个(表 3)。

2.4 油酸形成差异表达基因筛选

N96-21 vs NY7-21、N96-25 vs NY7-25、N96-31 vs NY7-31,三个比较组中的差异表达基因,碳代谢(ko01200)、糖酵解/糖异生(ko00010)、精氨酸生物合成(ko00220)、脂肪酸降解(ko00071)、核糖体(ko03010)、过氧化物酶体(ko04146),在开花后 21、25、31 d 3 个生育时期均显著富集,因此,推测这些通路与油酸形成有一定关系。

油酸是一种不饱和脂肪酸,利用转录组测序数据在脂肪酸降解(ko00071)通路中筛选差异表达基因(表 4)。筛选到 1 个 3-酮酯酰-辅酶 A 硫

解酶 2 基因(LOC110871177)在 3 个比较组 N96-21 vs NY7-21、N96-25 vs NY7-25、N96-31 vs NY7-31 均上调表达;1 个长链酰基辅酶 A 合成酶 1 基因(LOC110936374)在比较组 N96-21 vs NY7-21 上调表达;2 个长链酰基辅酶 A 合成酶 4 基因(LOC110931053、LOC110899500)分别在比较组 N96-25 vs NY7-25、N96-31 vs NY7-31 和 N96-31 vs NY7-31 上调表达;2 个长链酰基辅酶 A 合成酶 6 基因(LOC110896278、LOC110885243)分别在比较组 N96-21 vs NY7-21、N96-25 vs NY7-25 和 N96-31 vs NY7-31 下调表达;1 个长链酰基辅酶 A 合成酶 9 基因(LOC110878808)在比较组 N96-25 vs NY7-25、N96-31 vs NY7-31 下调表达;1 个长链酰基辅酶 A 合成酶 2 基因(LOC110886089)在比较组 N96-31 vs NY7-31 下调表达。

表 4 脂肪酸降解代谢通路中差异表达基因信息

基因 ID	21 d	25 d	31 d	注释
LOC110871177	上调	上调	上调	3-酮酯酰-辅酶 A 硫解酶 2
LOC110936374	上调			长链酰基辅酶 A 合成酶 1 [向日葵]
LOC110931053		上调	上调	长链酰基辅酶 A 合成酶 4 [向日葵]
LOC110899500			上调	长链酰基辅酶 A 合成酶 4 [向日葵]
LOC110896278	下调	下调	下调	长链酰基辅酶 A 合成酶 6 [向日葵]
LOC110878808		下调	下调	长链酰基辅酶 A 合成酶 9 [向日葵]
LOC110885243			下调	长链酰基辅酶 A 合成酶 6 [向日葵]
LOC110886089			下调	长链酰基辅酶 A 合成酶 2 [向日葵]

3 结论与讨论

在整个发育过程中,高油酸种子的油酸含量始终高于低油酸种子,高油酸种子中油酸含量随着生育期的延长逐渐增加,达到最高点后保持不变,而低油酸种子中油酸含量在达到最高点后,

随着生育期的延长,油酸不断降解导致含量逐渐减少。不同油酸含量的种子在开花后 21 d 均基本完成了干物质的积累,但在随后的发育过程中油酸含量的变化趋势出现显著差异,所以对 2 份种子在花后 21、25、31 d 3 个生育期开展研究。

本研究利用油酸含量差异显著的 2 个油用向

日葵自交系材料,高油酸材料(NY7)和低油酸材料(N96),通过转录组测序对鉴定到的大量差异表达基因进行比较分析。比较组 N96-21 vs NY7-21 中,上调基因占 58.1%;比较组 N96-25 vs NY7-25 中,上调基因占 50.7%;比较组 N96-31 vs NY7-31 中,上调基因占 55.6%。开花后 21 d 高油酸种子油酸积累基本完成,随着种子的生长发育,油酸含量基本保持不变,而低油酸种子油酸含量变化较大,开花后 21 d 与开花后 14 d 相比油酸降解 34.5%,开花后 25 d 与开花后 21 d 相比油酸降解 12.9%,开花后 31 d 与开花后 25 d 相比油酸降解 30.4%。对上述数据综合分析可以看出,开花后 21 d 上调表达基因占比最大,油酸降解率最大,开花后 25 d 上调表达基因占比最小,低油酸种子油酸降解率也最小,开花后 31 d 上调表达基因占比有所增加,低油酸种子油酸降解率也有所增加,上调差异基因数量的变化和油酸含量变化规律相符。

KEGG 注释结果中发现相关基因主要富集在碳水化合物代谢、脂质代谢、氨基酸代谢等方面。油酸品质的形成,涉及多个复杂的生理机制和代谢途径。为了挖掘油用向日葵中影响油酸品质形成的基因信息,在相关的功能注释和显著富集的代谢通路上,对 NY7 和 N96 转录组文库中的差异表达基因进行初步的筛选和分析,用以识别代谢通路上的关键基因以及代谢的过程、功能等。

进一步对 3 个比较组中均富集在脂肪酸降解通路的差异表达基因筛选发现,有 8 个与油酸形成相关的基因,编码参与代谢催化酶,包含 3-酮酯酰-辅酶 A 硫解酶 2、长链酰基辅酶 A 合成酶 1、长链酰基辅酶 A 合成酶 2、长链酰基辅酶 A 合成酶 4、长链酰基辅酶 A 合成酶 6、长链酰基辅酶 A 合成酶 9。其中上调基因 LOC110871177、LOC110936374、LOC110931053、LOC110899500 编码参与代谢的催化酶有 3-酮酯酰-辅酶 A 硫解酶 2、长链酰基辅酶 A 合成酶 1、长链酰基辅酶 A 合成酶 4,下调基因 LOC110896278、LOC110878808、LOC110885243、LOC110886089 编码参与代谢的催化酶有长链酰基辅酶 A 合成酶 2、长链酰基辅酶 A 合成酶 6、长链酰基辅酶 A 合成酶 9。

3-酮酯酰-辅酶 A 硫解酶是一类在脂肪酸 β -氧化裂解反应中扮演重要角色的酶,在线粒体该酶催化中长链及短链脂肪酸,在过氧化物酶体其底物则为极长链脂肪酸($\geq C22$)、长链脂肪酸和支链脂肪酸^[6]。主要催化以 3-酮酯酰-辅酶 A 为底物,形成乙酰辅酶 A 的过程^[7],乙酰辅酶 A 不仅是

植物体内糖、脂肪、蛋白质三大能源物质代谢中的枢纽性物质,参与三羧酸循环过程,也是合成脂肪酸的前体物质,所以 3-酮酯酰-辅酶 A 硫解酶所催化生成的乙酰辅酶 A 也是形成油酸前体物质的底物,因此,3 个比较组中参与调控 3-酮酯酰-辅酶 A 硫解酶基因 LOC110871177 均上调表达,高油酸材料 NY7 中 3-酮酯酰-辅酶 A 硫解酶表达量均高于低油酸 N96,在一定程度上解释了 NY7 油酸含量高的原因。

长链酰基辅酶 A 合成酶是油脂代谢的重要催化酶,在油料作物种子中油脂的合成和降解代谢中起着重要作用。通过生物信息学的分析方法找出了 9 个 *LACS* 家族基因成员^[8],在拟南芥中对 *LACS* 基因相关研究表明,*AtLACS6* 定位于过氧化物酶体中,并参与了脂肪酸的 β -氧化,大多数的脂肪酸都可以被催化^[9],*AtLACS4* 在叶子中表达并协同作用负责内质网和质体之间的脂质运输以及种子中油脂的代谢^[10],推测 *AtLACS9* 和 *AtLACS1* 共同参与种子中油脂的生物合成,对于油酸的催化具有很高的活性^[11]。在油菜中对 *LACS* 基因相关研究表明,*BnaLACS1* 在油菜发育过程中的表达趋向与种子合成油脂的趋向一致,推测其参与了种子中脂质的合成,过量表达 *BnaLACS1* 的转基因油菜中的种子含油量比野生型油菜提高约 5.0%^[12],*BnaLACS2* 的 RNAi 转基因株系中,种子含油量显著降低,说明该基因参与了油菜种子的油脂合成途径^[13],此外,与野生型油菜相比 *BnaLACS1*、*BnaLACS2*、*BnaLACS4*、*BnaLACS5*、*BnaLACS8*、*BnaLACS9* 的过量表达,均可导致油菜种子中不饱和脂肪酸的含量显著提高,饱和脂肪酸的含量大大降低,这说明过量表达 *LACS* 基因可以改善油菜叶片脂质中的脂肪酸成分^[14],*BnaLACS9* 定位于叶绿体外膜,参与了脂肪酸的催化,在脂质合成过程中发挥功能^[15]。这些结果表明不同的 *LACS* 具有不同的生物学功能。综合上述研究结果,分析筛选出的 7 个相关基因,可以推测 3 个比较组中上调基因 LOC110936374、LOC110931053、LOC110899500,下调基因 LOC110896278、LOC110878808、LOC110885243、LOC110886089,在表达量和表达模式上不同的原因,但具体作用还有待进一步验证。

参考文献:

- [1] 李 洋,朱统国,李晓伟,等.浅谈吉林省向日葵育种历程及未来育种方向[J].东北农业科学,2019,44(1):7-11.

(下转第 50 页)

- [7] 张舒,陈其志,吕亮,等.湖北省水稻部分主栽品种对稻曲病的抗性鉴定[J].安徽农学通报,2006,12(5):76-78.
- [8] 何会流,毛建辉,卢代华,等.四川水稻品种对稻瘟病和稻曲病抗性评价[J].西南大学学报(自然科学版),2008,30(7):104-109.
- [9] 于艳敏,来永才,闫平,等.黑龙江省南部水稻品种稻曲病抗性评价[J].中国农学通报,2017,33(35):1-5.
- [10] 尹小乐,陈志谊,于俊杰,等.江苏省水稻区域试验品种对稻曲病的抗性评价及稻曲病菌致病力分化研究[J].西南农业学报,2014,27(4):1459-1465.
- [11] 陈友德,高杜娟,李友荣,等.湖南省水稻新品种稻曲病抗性鉴定研究[J].作物研究,2012,16(4):331-333.
- [12] 何海永,谭清群,陈小均,等.贵州省水稻主栽品种抗稻曲病性鉴定与评价[J].南方农业学报,2017,44(6):939-942.
- [13] 余山红,马义虎,王会福.浙江省水稻主栽品种抗稻曲病性鉴定与评价[J].山西农业科学,2018,46(2):163-166.
- [14] 冯爱卿,朱小源,曾列先,等.广东常规稻品种对稻曲病的抗性评价[J].中国稻米,2015,21(3):34-39.
- [15] 曾慧芳.水稻新品种对稻瘟病和稻曲病的综合抗性评价[J].福建农业学报,2018,33(8):842-848.
- [16] 谭景艾,李保同,潘晓华,等.江西省晚粳品种对稻曲病的抗性评价及稻曲病药剂防治技术研究[J].农学学报,2016,6(5):11-17.
- [17] 李小娟,刘二明,肖启明,等.水稻对稻曲病抗性的分级及相应级别的产量损失[J].湖南农业大学学报,2011,37(3):275-279.
- [18] 唐春生,高家樟,曹国平,等.稻曲病病情分级标准的研究和应用[J].植物保护,2001,27(1):18-21.
- [19] 刘永锋,陆凡,陈志谊,等.江苏省水稻主栽及后备品种对稻曲病的抗性[J].作物杂志,2000(6):11-13.
- [20] 袁荣才,沈永安,马凤才.吉林省稻曲病发生及防治的研究初报[J].吉林农业科学,1991,16(4):62-65.
- [21] 唐善军,高杜娟,陈友德,等.水稻稻曲病不同病情指标间关系研究[J].植物保护,2014,40(1):154-156.
- [22] 陈志谊,聂亚锋,刘永锋.江苏省水稻品种对稻曲病的抗病性鉴定及病菌致病力分化[J].江苏农业学报,2009,25(4):737-741.
- [23] 陆明红,刘万才,朱凤.稻曲病近年流行规律及治理对策探讨[J].中国植保导刊,2018,38(5):44-47.

(责任编辑:王昱)

(上接第27页)

- [2] Ryan L, Brian D G, Joseph R E, et al. Next is now: new technologies for sequencing of genomes, transcriptomes and beyond[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2009, 12(2): 107-118.
- [3] Harm V B, Timothy R H. Establishing legitimacy and function in the new transcriptome[J]. Briefings in Functional Genomics and proteomics, 2009, 8(6): 424-436.
- [4] Songnan Yang, Long Miao, Jianbo He, et al. Dynamic Transcriptome Changes Related to Oil Accumulation in Developing Soybean Seeds[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(9): 2202.
- [5] Vishesh Kumar, Priyanka Jain, Sureshkumar Venkadesan, et al. Understanding Rice-Magnaporthe Oryzae Interaction in Resistant and Susceptible Cultivars of Rice under Panicle Blast Infection Using a Time-Course Transcriptome Analysis[J]. Genes, 2021, 12(2): 301.
- [6] 鲁洪廷,曹玉红,金振晓,等.3-酮脂酰辅酶A硫解酶家族的分子特征、调节与药物靶向治疗[J].中国体外循环杂志,2019,17(5):311-313.
- [7] 岳燕燕.球等鞭金藻中3-酮脂酰-CoA硫解酶基因克隆、定量表达以及环境胁迫条件下脂肪酸含量分析[D].石河子:石河子大学,2013.
- [8] Shockey J M, Fulda M S, Browse J A. Arabidopsis contains nine long-chain acyl-coenzyme a synthetase genes that participate in fatty acid and glycerolipid metabolism[J]. Plant Physiology, 2002, 129(4): 1710-1722.
- [9] Hayashi H, De Bellis L, Hayashi Y, et al. Molecular characterization of an Arabidopsis acyl-coenzyme a synthetase localized on glyoxysomal membranes[J]. Plant Physiology, 2002, 130(4): 2019-2026.
- [10] Wu T, Fu Y, Shi Y, et al. Functional Characterization of Long-Chain Acyl-CoA Synthetase Gene Family from the Oleaginous Alga Chromochloris zofingiensis[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2020, 68(15): 4473-4484.
- [11] Zhao L, Katavic V, Li F, et al. Insertional mutant analysis reveals that long-chain acyl-CoA synthetase 1 (LACS1), but not LACS8, functionally overlaps with LACS9 in Arabidopsis seed oil biosynthesis[J]. The Plant Journal, 2010, 64(6): 1048-1058.
- [12] 崇保强.油菜LACS1基因和油菜LACS4基因的克隆与鉴定[D].镇江:江苏大学,2008.
- [13] Ding L N, Gu S L, Zhu F G, et al. Long-chain acyl-CoA synthetase 2 is involved in seed oil production in *Brassica napus*[J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 21.
- [14] 邵建华.甘蓝型油菜WRI1和LACS基因的克隆及其功能初探[D].武汉:华中农业大学,2013.
- [15] 陈盛.激活标签法构建油菜突变体库及油菜BnLACS9基因的功能研究[D].镇江:江苏大学,2017.

(责任编辑:刘洪霞)